银杉的比较形态及系统位置的讨论

胡玉熹 王伏雄 常永祯
（中国科学院北京植物研究所）

银杉属（**Cathaya** Chun et Kuang）是在我国发现的松柏类特有属之一，1958年由我国植物分类学工作者正式定名，其中包括2个现存种，即银杉（C. argyrophylla Chun et Kuang）和川南银杉（C. nanchuanensis Chun et Kuang）[10]。1962年又将这2个种归并为1种，即银杉（C. argyrophylla Chun et Kuang）[3]。银杉为一种常绿大乔木，特产我国广西北部及四川东南部。其木材可供建筑及造家具等用。

近年来，关于银杉形态结构方面的研究，国内外陆续都有一些报道[2,3,5,6,7,10,11]。但是，关于银杉属能否成为一新属，以及该属在松科（Pinaceae）中的系统位置的问题，至今仍众说不一。遵照毛主席关于"**世界上的事情是复杂的，是由各方面的因素决定的。看问题要从各方面去看，不能只从单方面看**"的教导，我们从银杉的外部形态、木材解剖、树皮解剖、叶子表皮结构、花粉形态以及胚胎发育诸方面的特征，与松科各有关属进行了比较，并用辩证唯物主义的观点进行了分析研究，我们认为，银杉属成为一个新属是无可非议的，它在松科中的系统位置可在松属和云杉属或黄杉属之间。

一、银杉的形态结构特征

1. 外部形态：银杉为常绿大乔木。树皮暗灰色。在较老的侧枝上由侧芽长出的小枝，有的生长缓慢，极度萎缩或小枝的顶芽死亡成距形短枝；有的则继续生长，发育成长枝。叶子在长枝顶端，或在距形短枝上密集成近轮状簇生，在长枝顶端以下成螺旋状排列，呈辐射状伸展。叶枕微隆起，叶子较大，线形，长2.5—6厘米，宽2—3毫米。雌雄球花腋生，单个，但常2—4个靠近成假轮生状。雌球果当年成熟，下垂；种鳞近圆形，不脱落，木质；苞片短小，三角状卵形，仅为种鳞的四分之一至三分之一长，不露出。

2. 木材结构：银杉木材解剖的研究已有不少报道[6,11]，其中我国谢福惠早在该属正式定名之前，已作过这方面的工作。但是在木材结构的某些重要特征的记载，及根据这些特征讨论该属的系统位置问题上有出入，在此我们认为有必要给以澄清。例如有人认为木射线管胞内壁具小锯齿，局部有螺纹加厚[12]，或均无螺纹加厚和内壁平滑；也有人认为所有木射线管胞都具螺纹加厚[6]。我们从银杉的成年材和幼年材的径向切面，以及离析材料中观察到，木射线管胞均具螺纹加厚（图版3:3）只是此种增厚程度不及黄杉属显著。木射线管胞内壁平滑。亚切恩科-赫麦列夫斯基和布德克维奇认为木射线管胞内壁的"小锯齿"[12]，实际上是木射线管胞径切位置的不同所致，此"小锯齿"应是胞壁螺纹加厚的一部分，若在高倍镜下仔细调节焦距，有的便可看到从"小锯齿"的齿尖处向外延伸出螺旋加厚的条纹。这种现象有时在轴向管胞的径切面上也可遇到，但是在离析的木射线管胞和轴

向管胞上，均未见有此种“小锯齿”。由此可见，银杉木射线管胞内壁具“小锯齿”的说法，纯属显微观察的错误。

轴向树脂道泌脂细胞的数目，可能由于各研究者所根据的材料不同，测得结果也不一致。如银杉 8—10 个[12]，或 7—10 个；黄杉属为 5—7 个，或 10—14 个，或 6—9 个不等，因此，如果利用此一特征来区别银杉属与松科其他属，看来是不可靠的。

3. 树皮结构：以往对银杉树皮（即茎的维管形成层以外所有组织）的结构未见有报道。银杉树皮由管胞、蛋白质细胞、韧皮薄壁细胞、树脂道和石细胞，以及周皮等组成。

管胞在横切面上，常由 2—4 个径向排列，中间具 1 层切向连续排列的轴向薄壁细胞。生长层明显。轴向薄壁组织细胞中多含有棕褐色的脂肪和单宁等类物质的颗粒，有的还含有方形或棱形的草酸钙结晶。具单列与纺锤状韧皮射线，韧皮射线由横卧的射线薄壁细胞和直立的蛋白质细胞所构成。轴向树脂道在幼枝的皮层中明显地排列成一圈，每个树脂道由 2—3 层泌脂细胞所组成（图版 3:4）。纺锤状韧皮射线中的横向树脂道较小，由 2—3 层泌脂细胞组成，内层泌脂细胞较小，7—9 个。

石细胞极为丰富，通常由 10—30 个构成大小不等的石细胞群，分布在无功能的次生韧皮部中。在成年茎树皮的横切面或径切面上，石细胞群约占整个树皮面积的三分之一至二分之一（图版 3:5—6），而在幼枝中石细胞分布极少（图版 3:4）单个石细胞的形状多不规则，具小的缺刻，突起或分枝，壁上具明显的层状加厚与纹孔道（图 2:6）。

4. 叶子表皮结构：银杉叶子上下表皮如图 1:3—4 所示。上表皮由长方形表皮细胞组成。在叶子下表面中脉的两侧，各具 11—17 行，纵向排列的气孔带。气孔器由 2 个保卫细胞所组成，周围有 4—6 个副卫细胞。从叶子的纵切面和横切面看，保卫细胞下陷在表面以下，副卫细胞拱盖在保卫细胞的上面（图 1:5—6）。上述由一层副卫细胞包围着气孔器的类型，称为单环型气孔。在幼叶上，具单细胞的表皮毛。

5. 花粉形态：银杉的花粉形态已有描述[1,9]，其重要特征为：花粉粒全长平均约 72 微米，体长约 53 微米，体高约 38 微米。具 2 个发育很好的气囊（图版 3:1—2）极面观花粉体呈圆形，2 个气囊略大于半圆形。外壁外层较厚，无明显的帽缘，表面具颗粒一条纹状纹理。近极面外壁轮廓线呈微波状，远极面具一萌发孔。气囊上网纹清晰，网脊较厚。在扫描电子显微镜下，

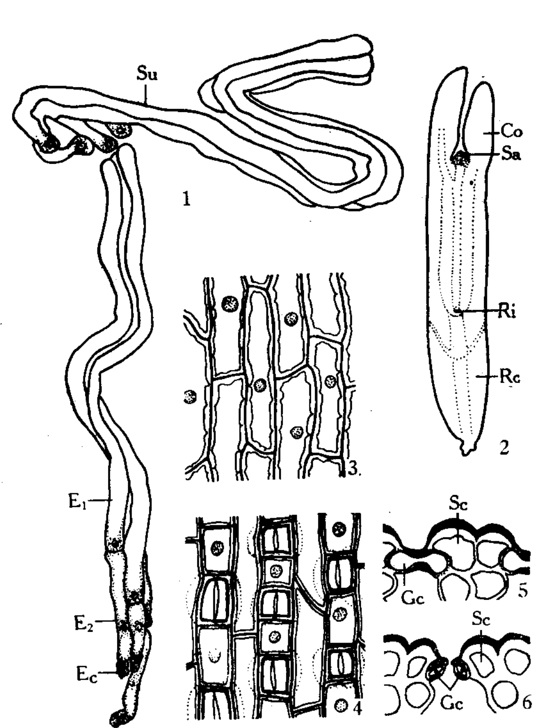


图 1　1. 裂生多胚（Su，胚柄；E_1，第 1 个胚管；E_2，第 2 个胚管；Ec，胚细胞）×48；
2. 成熟胚的结构（Co，子叶；Sa，苗端；Ri，根原始细胞群；Rc，根冠）×10；
3. 叶子上表皮一部分×225；
4. 叶子下表皮一部分×225；
5. 气孔纵切面×225；
6. 气孔横切面×225。

银杉花粉气囊上的网脊厚而短[9]。

6. 胚胎发育：关于银杉胚胎发育的研究，已有专文报道[2]，这里仅强调说明以下三点：

（1）银杉原胚分为 4 层，每层包含 4 个细胞，它的发育过程与松科其他各属基本一致，其中原胚中的莲座层细胞不再分裂，因此无莲座胚形成。

（2）就幼胚的发育而言，银杉具裂生多胚现象(图 1:1)，即由一个受精卵发育成 4 个幼胚。

（3）在后期胚的发育与成熟胚的结构上，同松属胚比较接近(图 1:2)。

二、银杉属能否成立

自陈焕镛和匡可任根据银杉外部形态的研究，确认与松科其他各属都不十分接近，并成立一新属后，曾引起国内外一些植物学工作者的注意。其中有人以木材解剖特征为主要依据，认为银杉属与黄杉属很近似，应归并到黄杉属，作为一个新种[6]；或可能作黄杉属的一亚属[7]。也有人以雌性器官的外部形态，花粉形态及幼叶具表皮毛等特征，反驳了上述观点，并明确认为：银杉属不是黄杉属[5]。

银杉属究竟能否成立？**“唯物辩证法的宇宙观主张从事物的内部、从一事物对他事物的关系去研究事物的发展，即把事物的发展看做是事物内部的必然的自己的运动，而每一事物的运动都和它的周围其他事物互相联系着和互相影响着。**”从上述对银杉外部形态及内部结构等各方面的了解，我们再来比较分析它与松科其他各属之间的互相联系。例如在外部形态方面，银杉的叶子较大，与黄杉属的某些北美的种相近，但黄杉属的苞片较长，并伸出种鳞之外这一点则与银杉完全不同。银杉雌雄球花腋生，雌球果的苞片较小等特征又与云杉属 (Picea) 接近。

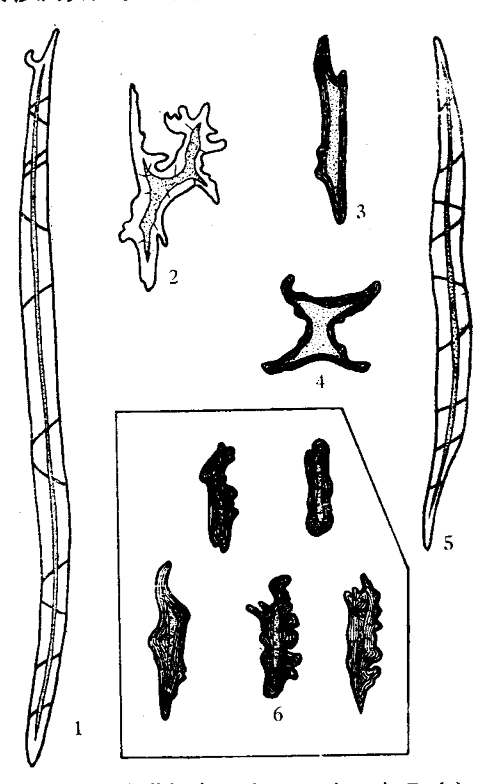


图 2　1—2. 黄杉 (Pseudotsuga sinensis Dode) 树皮的石细胞×50；3—5. 华北落叶松 (Larix principis-rupprechtii Mayr.) 树皮的石细胞×50；6. 银杉树皮的石细胞×50。

从木材解剖上看，银杉属与黄杉属极为相近，如两者的轴向管胞和木射线管胞都具螺纹加厚；木射线管胞内壁平滑；轴向薄壁组织细胞多分布在早材带开始的第一列细胞中；异型木射线；交叉场纹孔为云杉型；轴向树脂道多分布于晚材带内等。但两者仍有以下区别：

早材至晚材带渐变，木射线管胞螺纹加厚的程度较差……………………银杉属

早材至晚材带急变或略急变，木射线管胞螺纹加厚明显……………………黄杉属

另外云杉属的晚材轴向管胞和部分木射线管胞具螺纹加厚，这与银杉属也较为接近。

银杉树皮的基本结构与松科各属较相似[5]，但其中石细胞的形状与分布，却是区分各属较显著的特征之一，如图2:1—6和图版3:5—6所示，在银杉成熟树皮中组成石细胞群的单个石细胞数目、形状，以及石细胞群分布的密度都是松科中较为特殊的。有关松科树皮中石细胞的形状大体可分为两类：长纤维状的石细胞和短的具突起或分枝的石细胞。黄杉属与落叶松属（Larix）以含前者为主，其中也间夹有少数具分枝、短的石细胞（图2:1—5）。通常松属（Pinus）的树皮中不含有石细胞[5]，但最近有人发现在少数种类中也有石细胞的存在。银杉属与黄杉属虽然在木材结构上极为相似，但两者在树皮中石细胞的形状却有着极为明显的区别（比较图2中的1—2与6）。

在叶子气孔的类型上，银杉属与松属、黄杉属和铁杉属（Tsuga）等都属于单环型。但是银杉属在叶肉组织中没有石细胞这与上述各属中都有石细胞的存在[8]不一致。

松科的花粉可分为二种基本类型，即松型和落叶松型，前者具2个明显的气囊，后者为圆球形，不具气囊。属于松型花粉的，除银杉属外，还有松属、雪松属、云杉属、油杉属，冷杉属和金钱松属。而落叶松属与黄杉属的花粉则属于落叶松型。此一结论似与上述松科树皮中石细胞的分类有某些相似之处。从银杉属这种小型的，具2个气囊的花粉粒来看，很象松属花粉。由此也否定了根据木材解剖特征将银杉属与黄杉属合二而一的错误意见。

就松科各属的幼胚发育而言，一般也可分为具裂生多胚和不具裂生多胚两种基本类型。银杉属具裂生多胚现象，与松属、铁杉属、油杉属、雪松属一致。不具裂生多胚的有黄杉属、云杉属、落叶松属、金钱松属和冷杉属等。

综上分析，银杉属与松科各属有着多方面的联系，如性器官外部形态的某些特征与云杉属相同；木材结构的重要特征与黄杉属相同；胚胎发育中的一些特点、成熟胚的结构以及花粉形态等又与松属相同。此外，它还具有松科的一般特征，如种鳞与苞片分离，每种鳞具2枚种子，雄蕊具2药室等。**“但是，尤其重要的，成为我们认识事物的基础的东西，则是必须注意它的特殊点，就是说，注意它和其他运动形式的质的区别。”**银杉属与松科其他属之间质的区别，表现在外部形态上，如雌雄球花单个腋生，雌球果卵圆形，下垂，苞片短小，种鳞宿存等。同样，反映在内部结构上，也有许多明显的不同之处（详见上述）。这里还应当着重的指出，银杉属与黄杉属在性器官的外部形态上、树皮中石细胞的形状与分布，叶肉组织中石细胞的有无，花粉形态以及胚胎发育等方面仍有许多质的区别。因此，银杉属在外部形态与内部结构中所表现出来的种种共性和个性，从而也就决定了它在松科中成为一个独立的新属是无可非议的。

三、银杉属在松科中的系统位置

根据上节的比较分析可以看出：银杉属与松科某些属既相互联系又相互区别，其中又以黄杉属、松属、云杉属与银杉属的关系更为突出，由此证明，它们与银杉属在亲缘关系上较为密切。但是如何确定银杉属在松科中的系统位置呢？遵照毛主席的教导：**“不能把过程中所有的矛盾平均看待，必须把它们区别为主要的和次要的两类，着重于捉住主要的矛盾”**。我们首先分析了在银杉的外部形态与内部构造中，那些特征是主要的，那些特征是属于第二位的。在一般情况下，性器官的形态结构特征与其他各种器官相比，前者

在系统发育过程中，相对是比较稳定，而性器官中的外部形态与内部结构相比，又以后者最不易受外界环境条件的影响。其中胚胎发育的差异，对于松柏目的分类及系统发育的研究具有更重要的意义，同时也有助于阐明属与属之间，甚至科与科之间的相互关系，不少事实也说明了这一点，例如，杉科（Taxodiaceae）中巨杉属（Sequoiadendron）从红杉属（Sequoia）内分出成立一个新属，首先就是依据胚胎发育方面的主要差别。又如日本金松属（Sciadopitys）在胚胎发育方面的特殊性，也支持了它成为一个亚科或独立科的意见。其他器官的形态结构特征，如木材解剖与叶子表皮结构等，虽然在系统发育与分类上起着一定的作用，甚至在有的情况下，也可以转化为主要的，或取得支配地位的作用。但是在银杉属中与性器官的形态结构特征相比，仍属于次要的或非主要的方面。银杉属在花粉形态和胚胎发育上明显地与松属更为接近；雌性器官的外部形态及木材结构中的某些特征又与云杉属相似；从木材解剖上看，银杉属与黄杉属基本类同。由此得出结论：在亲缘关系上，银杉属与松属更为密切，其系统位置可居于松属与云杉属或黄杉属之间。

参　考　文　献

[1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960：中国植物花粉形态。科学出版社。

[2] 王伏雄、陈祖铿，1974：银杉的胚胎发育。植物学报，16(1):64—69。

[3] 陈焕镛、匡可任，1962：银杉——我国特产的松柏类植物。植物学报 10(3):245—246。

[4] Chang Ying-Pe (张英伯), 1954: Bark structure of North American conifers. U. S. Department of Agriculture. No. 1095.

[5] Gaussen, H. 1971: Les Cathaya ne sont pas des Psedotsuga. *C. R. Acad. Sci.* Paris 273(13):1098—1099.

[6] Greguss, P. 1972: Xylotomy of the living conifers. Budapest.

[7] Krüssmann, G. 1970: Handbuch der Nadelgeholze, 2, Lieferung, Bogen 4—6.

[8] Napp-Zinn, K. 1966: Anatomie Des Blattes. I, Gymnospermen. Gebruder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

[9] Van Campo, M. et Sivak, J. 1972: Structure alveolaire de l'ectexine des pollens a ballonnets des Abietacees. *Pollen et Spores* 14(2):115—141.

[10] Чэн Хуань-Юн и Куан Кэ-Жэнь (陈焕镛和匡可任), 1958: Новый Род Pinaceae *Cathaya* Chun et Kuang Gen. Nov. из Южного Западного Китая. *Бот. Журнал* 43(4): 461—476.

[11] Яценко-Хмелевский А. А. и Е. В. Будкевич. 1958: Краткий Очерк Строения Древесины Катая Серебролистной (*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang). *Бот. Журнал* 43(4):477—480.

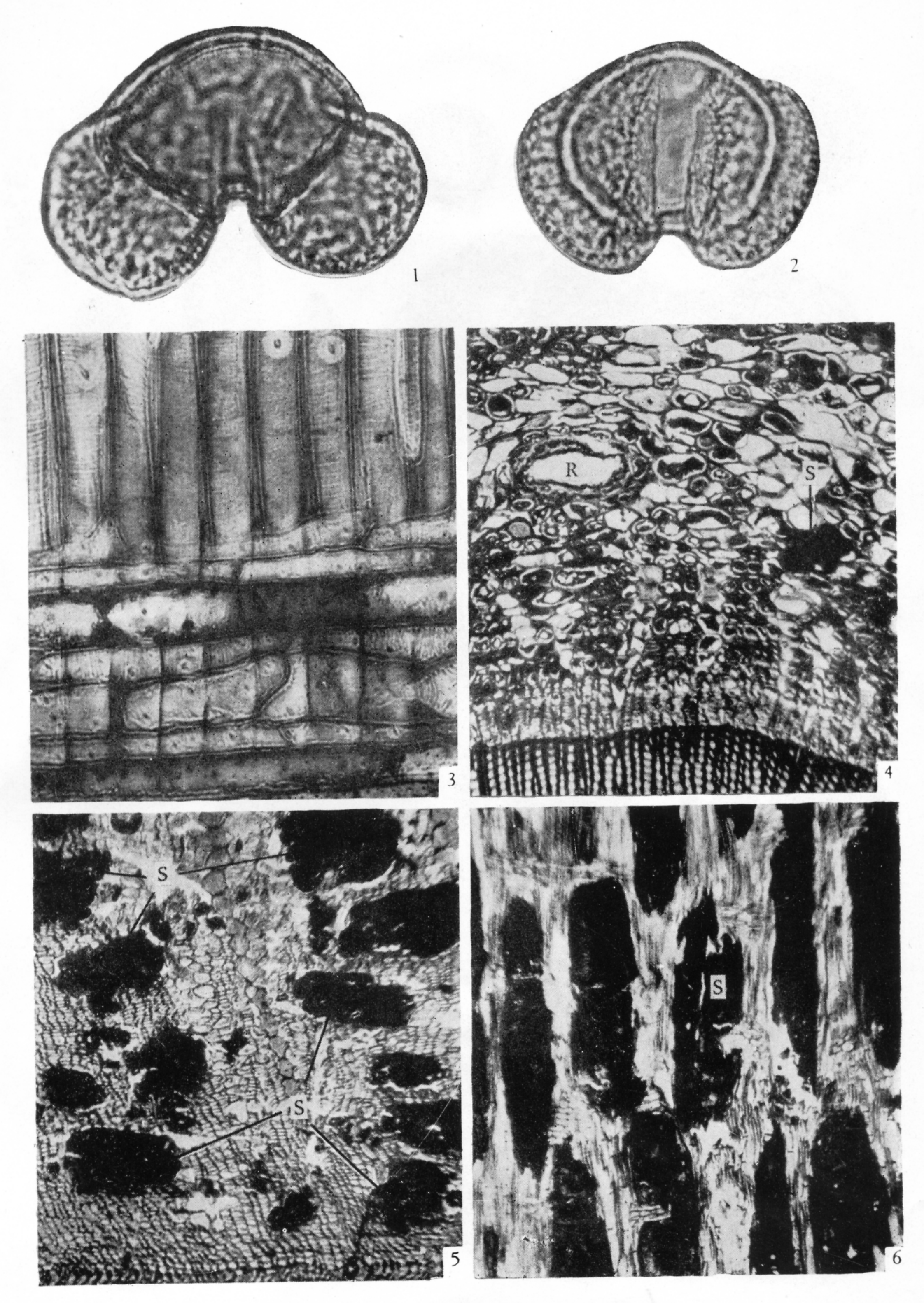
ON THE COMPARATIVE MORPHOLOGY AND SYSTEMATIC POSITION OF CATHAYA (PINACEAE)

HU YU-SHI, WANG FU-HSIUNG AND CHANG YUNG-CHING
(Peking Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

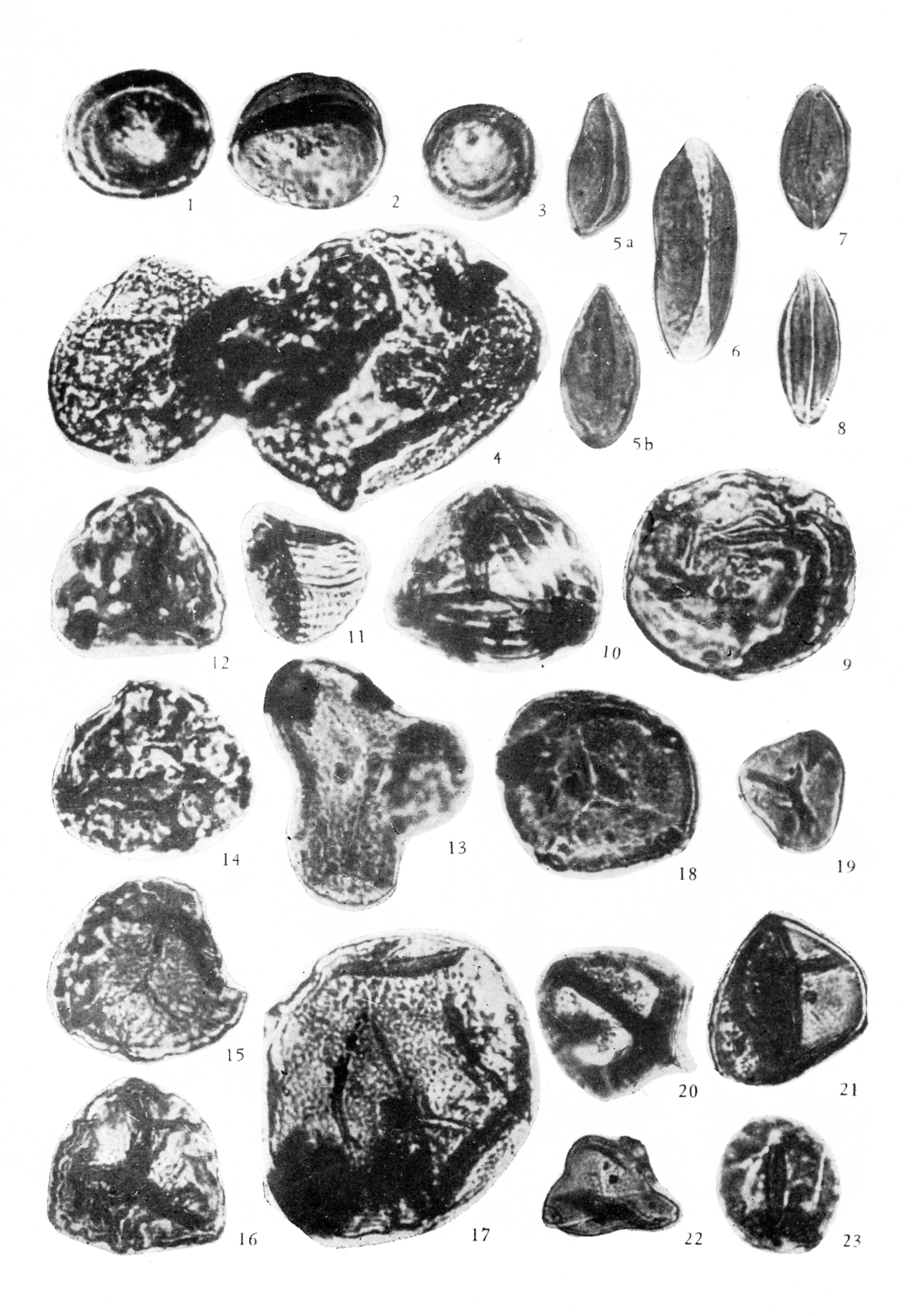
The question on the establishment of the new genus *Cathaya* and its systematic position in Pinaceae has been much debated recently. From the view-point of the dialectical materialism we are going to analyse and discuss the problem concerned based upon the studies in external morphology, wood and bark anatomy, leaf epidermal features, pollen morphology and embryogeny of *Cathaya* in comparison with those of the other genera of Pinaceae.

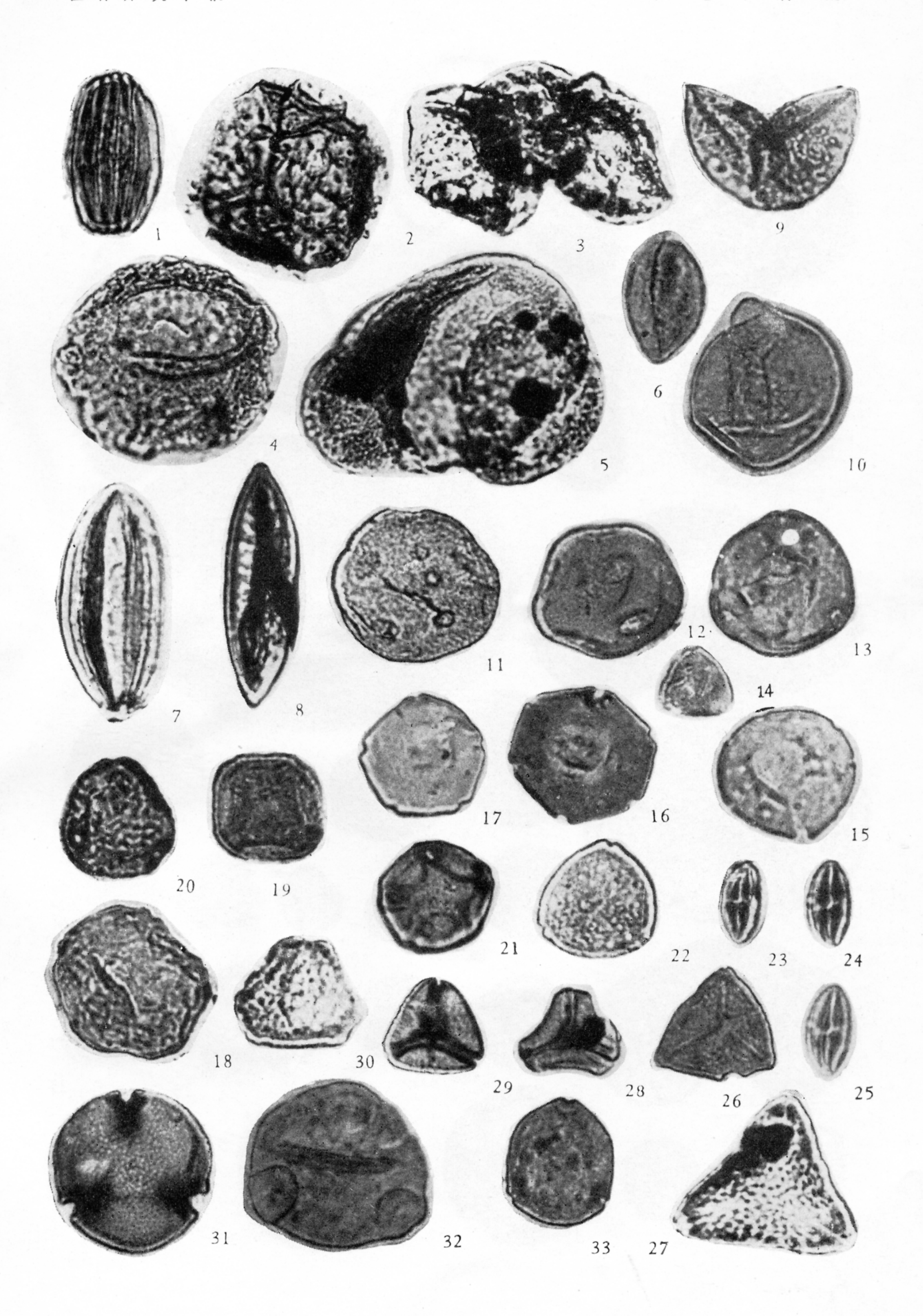
From the present study we consider that the establishment of the new genus *Cathaya* is unquestionable. The embryogeny and the pollen morphology of *Cathaya* resemble those of *Pinus*, the external morphology of the female cones and some features of wood anatomy of *Cathaya* are close to those of *Picea* and the wood structure of *Cathaya* is similar to that of *Pseudotsuga*. Therefore, the systematic position of *Cathaya* may be located somewhere between *Pinus* and *Picea* or *Pseudotsuga*.



银杉 Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1.花粉侧面观×800；　2.花粉极面观×800；　3.木材径切面，示木射线管胞的螺纹加厚×250；　4.幼茎横切面(S，石细胞群；R，树脂道)×100；　5.树皮的横切面(S，石细胞群)×40；　6.树皮的纵切面(S，石细胞群)×40。


1
2
3
5a
6
7
4
5b
8
12
11
10
9
14
13
18
19
15
17
20
21
16
22
23


1
2
3
9
6
4
5
10
7
8
11
12
13
14
17
16
15
20
19
21
22
23
24
18
30
29
28
26
25
31
32
33
27

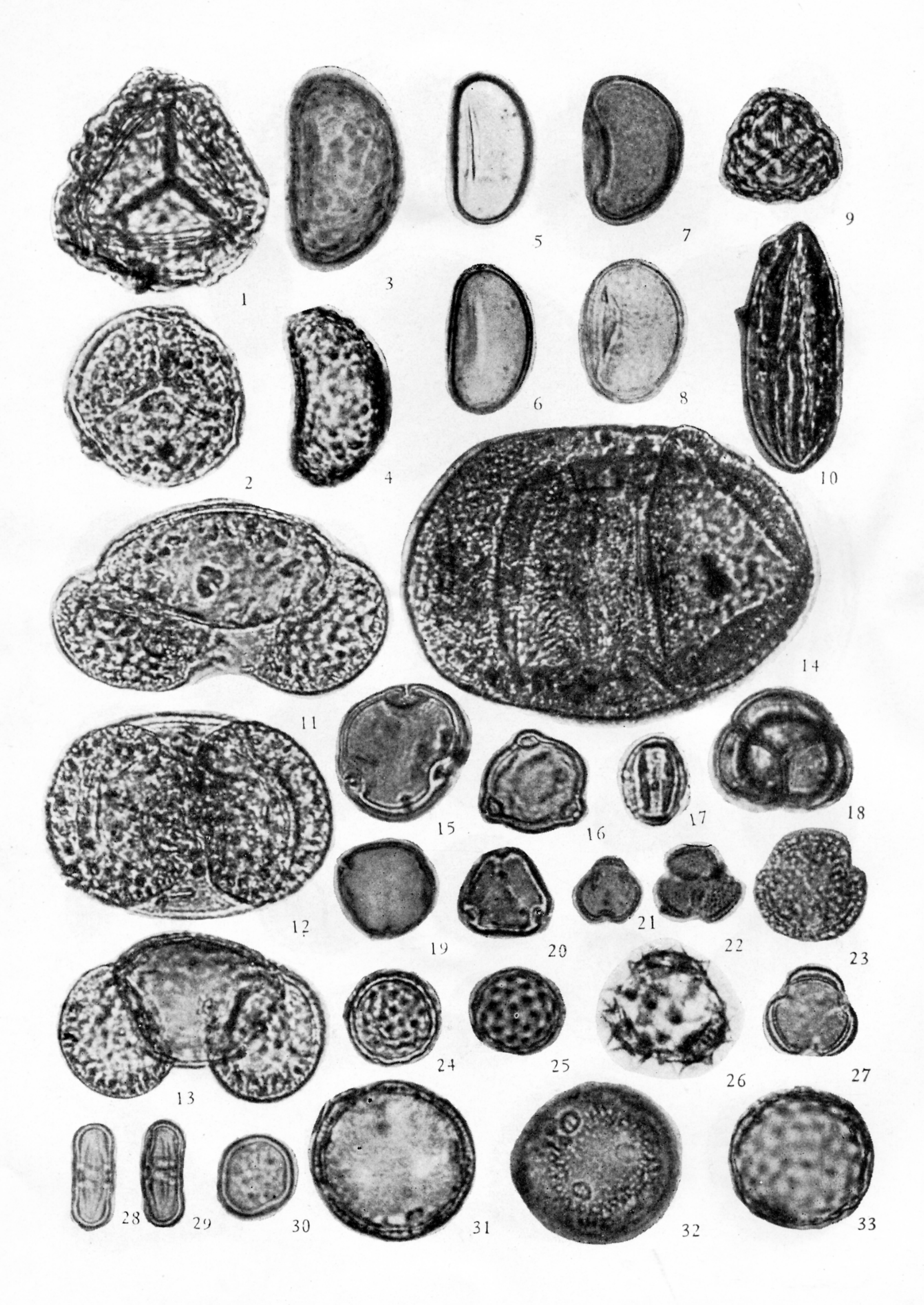

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

图 版 说 明

图版中孢粉照片，均放大760倍，孢粉后括号内注出相近植物的科属。

图版4. 北京早白垩世孢粉

1—3.内环粉几种 Classopollis spp.（短叶杉属 Brachyphyllum）； 4.类罗汉松粉 Podocarpidites sp.（罗汉松属 Podocarpus）； 5a.小单槽粉 Monosulcites minimus（cf. 苏铁属 Cycas）； 5b.小单槽粉 Monosulcites minimus（苏铁属 Cycas）； 6.瓣形单槽粉 Monosulcites Carpentieri（cf. 本内苏铁属 Bennettitales）； 7.小单槽粉 Monosulcites minimus（苏铁属 Cycas）； 8.小单槽粉 Monosulcites minimus（银杏属 Ginkgo）； 9.皱球粉 Psophosphaera（苏铁杉属 Podozamites）； 10.肋纹孢之一种 Cicatricosisporites sp.（密穗蕨属 Anemia）； 11.匈肋纹孢 Cicatricosisporites derogensis（cf. 非洲蕨属 Mohria）； 12.假网克鲁茨孢 Klukisporites Psudoreticulatus（海金沙科 Lygodiaceae）； 13.奇异三裂瓣孢 Trilobasporites mirabilis（海金沙科 Lygodiaceae）； 14.石松孢 Lycopodiumsporites sp.（石松科 Lycopodiaceae）； 15—16.层环三缝孢 Densoisporites sp.（卷柏属 Selaginella）； 17.类紫萁孢 Osmundacidites sp.（cf. 紫萁属 Osmunda）； 18.膜蕨孢 Hymenophyllumsporites（cf. 膜蕨科 Hymenophyllaceae）； 19.波缝孢 Undulatisporites sp.（瓶尔小草科 Ophiglossaceae）； 20—21.澳洲类桫椤 Cyathidites australis（桫椤属 Cyathea）； 22.小桫椤孢 Cyathidites minor（苏铁科 Cyatheaceae）； 23. Encommiidites troedssonii（cf.原始栎属 Proto-Quercus）.

图版5. 北京早第三纪（始新世—早渐新世）的孢粉

1.类莎草蕨孢 Schizaeoisporites sp.（莎草蕨属 schizaea）； 2.石松孢 Lycopodiumsporites sp.（石松属 Lycopodium）； 3.罗汉松 Podocarpus sp.； 4.类泪杉粉 Dacrydiumites sp.（cf. 陆均松属 Dacrydium）； 5.喜马拉雅拟雪松粉 Cedripites deodariformis（雪松 Cedrus cf. deodara）； 6.苏铁 Cycas sp.； 7.始新世麻黄 Ephedra eocenica； 8.纺綞型麻黄 Ephedra fusiformis； 9.开裂杉粉 Taxodiaceaepollenites hiatus（水松 Glyptostropus）； 10.落羽 Taxodium sp.； 11.枫香 Liquidambar formosana； 12.东方枫香 L. orientalis； 13.普通山核桃 Carya simplex； 14.化香 Platycarya sp.； 15.胡桃 Juglans cf. regia； 16.枫扬 Pterocarya cf. stenoptera.； 17.枫扬 Pterocarya cf. stenoptera.； 18.波型榆粉 Ulmipollenites undulosus（榆属 Ulmus）； 19.柯氏粉 Ulmoideipites Krempi（刺榆 cf. Planera）.； 20.三孔榆粉 U. Krempi（榆科 Ulmaceae）； 21.五孔桤木粉 Alnipoll. quinquepollenites（桤木属 Alnus）； 22.榛型粉 Momipites Coryloides（榛属 Colyrus）； 23—24.栗 Castanea sp.； 25.栲 Castanopsis sp.； 26.柄果木 Mischocarpus sp.； 27.倒地栓 Cardispernum cf. haricacabum； 28.美丽桑寄生 Loranthus cf. elegans； 29.桃金娘粉 Myrtaceidites sp.（Myrtaceae）； 30.山矾 Symplocos sp.； 31.椴 Tilia cf. psendistrnctus； 32. Jussiena champlainennis（Oenotheraceae）； 33.榛属一种 Corylus sp.

图版6. 新第三纪—第四纪孢粉

1.卷柏 Selaginella sp.； 2.阴地蕨 Botrychium sp.； 3—4.骨碎补 Davallia； 5—6.水龙骨 Polypodium sp_1； 7—8.水龙骨 Polypodium sp_2； 9.凤尾蕨 Pteris sp.； 10.希指蕨属一种 Schizaea sp.； 11—13.油松 Pinus tabulaeformis 14.云杉 Picea sp.； 15.椴 Tilia sp.； 16.鹅尔枥 Carpinus sp.； 17.栎 Quercus sp.； 18.假吊钟 Craibiodendron sp.； 19.柿 Diospyros kaki； 20.接骨木 Sambucus schweriana； 21.被子植物未定种； 22.柳 Salix sp.； 23.女贞 Ligustrum sp.； 24.猪毛菜 Salsola cf. collina.； 25.扫帚菜地肤 Kochia scoparia； 26.菊科 Compositae； 27.蒿 Artemisia sp.； 28—29.伞形科 Umbelliferae； 30.车前 Plantago sp.； 31—32.灯心草蚤缀 Arenaria juncea.； 33.苋 Amaranthus sp..